

RÉVISION DU GENRE *ENICOSTEMA* BLUME (*GENTIANACEÆ*)

par A. RAYNAL

Laboratoire de Phanérogamie
Muséum - PARIS

RÉSUMÉ : Révision du genre pantropical *Enicostema* Blume. Cinq taxa sont distingués : une espèce américaine, *E. verticillatum* (L.) Engl. — une malgache, récemment décrite, *E. Elizabethæ* Veldkamp — et une afroasiatique pour laquelle est formée la nouvelle combinaison *E. axillare* (Lam.) A. Raynal, avec trois sous-espèces, subsp. *axillare* (Afrique, Asie), subsp. *latilobum* (N. E. Br.) A. Raynal (Afrique orientale), subsp. *littorale* (Bl.) A. Raynal (Indonésie).

SUMMARY : The pantropical genus *Enicostema* Blume being reviewed, five taxa are recognized : one species from America, *E. verticillatum* (L.) Engl.—another, newly described, from Madagascar, *E. Elizabethæ* Veldkamp—the third one, for which is established the new combination *E. axillare* (Lam.) A. Raynal, is divided into three subspecies, subsp. *axillare* (Africa, Asia), subsp. *latilobum* (N. E. Br.) A. Raynal (East Africa), and subsp. *littorale* (Bl.) A. Raynal (Indonesia).

En 1965, en relation avec la description du genre africain *Oreonesion*, nous avons entrepris la révision du genre *Enicostema* Blume. Nous avons pu, à cette époque, bénéficier d'importants prêts de matériel aimablement consentis par MM. les Directeurs des herbiers du British Museum (Londres), de Bruxelles, de Coimbra, de Kew, de Leiden. Qu'ils trouvent ici l'expression de notre vive reconnaissance.

L'herbier du Muséum de Paris nous offrait lui aussi des matériaux nombreux, particulièrement pour les Antilles, et pour Madagascar où nous reconnaissons immédiatement l'existence d'une espèce alors inédite. En outre, les herbiers historiques de LAMARCK et JUSSIEU se révélaient fort intéressants en l'occurrence, fournissant, pour l'espèce asiatique, un nom totalement méconnu quoique parfaitement valide.

Cependant, si d'emblée la situation nous semblait claire pour les espèces américaine et malgache, il n'en était pas de même pour le reste de l'Ancien Monde, où la variabilité des caractères classiques rendait difficile la distinction des taxa et l'évaluation de leur rang taxinomique. De nombreuses mesures, sur matériel réhydraté, nous ont permis d'établir des diagrammes d'où ressort l'existence de trois taxa affines; nous en faisons trois sous-espèces d'une espèce afro-asiatique unique.

Entre temps, de façon entièrement indépendante, J. F. VELDAMP, de Leiden, révisait lui aussi ce genre; le produit de cette révision, publié l'an dernier, présente beaucoup de résultats communs avec les nôtres et nous nous en félicitons; l'espèce malgache y est décrite sous le nom d'*E. Elizabethæ*; mais l'auteur reconnaît quatre espèces, alors que nous distinguons cinq taxa. Ceci, joint au fait que le nom de LAMARCK évoqué ci-dessus reste à ce jour méconnu, nous détermine à publier tout de même le résultat de nos recherches, d'autant qu'à certains égards nous avons eu le loisir de pousser celles-ci plus loin dans le détail que notre collègue.

HISTORIQUE DU GENRE

Lorsque BLUME, en 1826, créa le genre *Enicostema*, ses représentants étaient connus depuis fort longtemps; des polynômes s'appliquant à la plante des Indes avaient déjà été publiés au XVII^e siècle, et en 1699, PETIVER (37, Cent. 4-5, p. 37) la nomme « *Centaurium minus verticillalis floribus, Madraspal.* ».

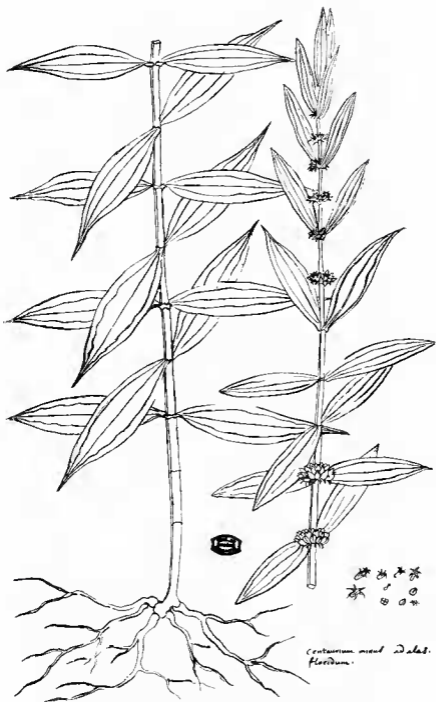
La première publication descriptive semble être la Mantissa de PLUKENET, parue en 1700 (39, p. 89, *tab. 343, fig. 7*), où une bonne planche représente cette même plante des Indes sans ambiguïté possible; elle est nommée « *Gentiana centauroides, Ind. Orientalis, Hyssopi folio, floribus purpureis, in verticillis densius stipatis. Vulerhir Malabarorum.* ».

Cependant, déjà à cette époque, une autre plante avait été soigneusement décrite, analysée, dessinée, mais non publiée, par PLUMIER, entre 1689 et 1697, à l'île Saint-Vincent (40, vol. 4, p. 107, *tab. 15*). Le dessin original ne laisse aucun doute quant à l'espèce représentée: il s'agit bien du taxon antillais (voir pl. 1). En 1703, PLUMIER publiera le nom de « *Centaurium minus ad alas floridum* » (41, p. 3); la ressemblance de ce polynôme avec celui de PETIVER permet de supposer que PLUMIER, déjà, rapprochait sa plante de celle des Indes. Malheureusement, la plante antillaise ne sera mieux connue qu'un demi-siècle plus tard, lorsque les descriptions et planches de PLUMIER seront publiées, au moins partiellement, par BURMANN.

Ainsi, dès l'aurore du XVIII^e siècle, sont décrites deux plantes, l'une des Indes, l'autre des Antilles; mais c'est à BURMANN qu'il faut accorder une importance particulière; c'est en effet sur ses travaux que reposera l'opinion de LINNÉ.

En 1738, BURMANN publie un « *Centaurium angustifolium, floribus ex alis sessilibus* » (10, p. 206, *tab. 74, fig. 3*), originaire de la côte de Madras, d'après du matériel de l'herbier RUYSCH. L'illustration représente la plante des Indes, à calice petit aux lobes triangulaires: on reconnaît bien l'espèce de PLUKENET, auquel BURMANN, cependant, ne se réfère pas. Ce nouveau polynôme, parfaitement synonyme de celui de PLUKENET, n'apporte rien de plus.

En 1775, BURMANN publie des observations et planches de PLUMIER



Pl. 1. — *Enicostema verticillatum* (L.) Engl. ex Gilg :
photographie du dessin original de PLANCHON, type de l'espèce.

(11, p. 71, *tab. 81, fig. 2*) : il donne enfin une description et une illustration de la plante des Antilles, reprises en partie des originaux de PLUMIER. Il cite le polynôme de PLUMIER, et compare sa plante à celle des Indes; malgré les différences qui apparaissent lorsqu'on rapproche sa planche de 1738 de celle-ci, il ne distingue la plante asiatique que par « *foliis angustioribus et linearibus* ».

Malheureusement, la publication de BURMANN comporte une erreur : le stigmaté est figuré et décrit comme longuement bifide, et non capité. Cette anomalie, d'autant moins négligeable que la forme du stigmaté constitue un caractère important dans la classification des Gentianacées, n'est pas relevée par URBAN (54) lorsqu'il note les erreurs du dessinateur chargé de copier à Paris les planches de PLUMIER, sur lesquelles BURMANN n'a pas lui-même travaillé. Toutefois, l'original de PLUMIER montre un stigmaté capité ; la nature de la plante figurée ne fait donc aucun doute (voir pl. 1).

Le premier binôme linnéen apparaît en 1759 (30, p. 952) : *Gentiana verticillata* L. s'applique à la plante décrite par BURMANN en 1755, auquel LINNÉ se réfère.

La plante américaine est donc nommée, mais ce n'est qu'en 1767 (31, p. 200) que LINNÉ mentionne l'existence de son *Gentiana verticillata* aux Indes : « *Planta indiae orientalis vix diversa* ». En 1781 (32, p. 174). LINNÉ fils précisera : « *Habitat in India. D. D. Fabricius* ».

VELDKAMP (56) semble penser que LINNÉ fils a voulu ici décrire un nouveau *G. verticillata*, dans l'ignorance du binôme créé par son père. Cette hypothèse nous paraît mal fondée; outre l'in vraisemblance d'une telle ignorance — et d'une pure coïncidence dans le choix de l'épithète —, l'addition faite en 1767 dans la 12^e édition du *Systema Naturæ* prouve que LINNÉ père a lui-même connu le matériel asiatique. Comme en bien d'autres occasions, LINNÉ a préféré maintenir une conception large de l'espèce, en unissant les matériaux des deux continents; LINNÉ fils s'est, à notre avis, borné à reproduire cette opinion, et l'absence de référence à son père peut être considérée comme un simple accident de rédaction.

Pourtant, dès cette époque, d'autres auteurs soupçonnent l'hétérogénéité de l'espèce linnéenne.

En 1781, malgré l'autorité de LINNÉ, RETZIUS (44, p. 15) fait une remarque pertinente; KOENIG lui a envoyé deux plantes auxquelles semble convenir le binôme de LINNÉ (copié par erreur *G. verticillaris*). Il note que la plante indienne décrite par BURMANN en 1738 se sépare de l'espèce de LINNÉ, donne deux courtes descriptions comparatives, mais ne nomme la plante indienne que par le polynôme de BURMANN, « *Centaurium angustifolium, floribus ex alis sessilibus* ».

LAMARCK en 1788 (27, p. 642) distingue lui aussi deux espèces, en se référant aux plus anciennes descriptions de chacune. Mais il se borne à appeler *Gentiana verticillata* L. la plante américaine, avec référence à PLUMIER, et *β. Gentiana centauroides Indiae Orientalis, hyssopifolia*

floribus purpureis in verticillas densius stipatis Plukenet, la plante indienne.

En 1792 enfin, LAMARCK (28, p. 487) donne un binôme à la plante indienne; il décrit *Gentiana axillaris* Lam., se réfère à PLUKENET, et cite l'échantillon sur lequel il a travaillé. Cette espèce se trouve donc nommée et typifiée, mais ce nom passe, semble-t-il, inaperçu aux botanistes contemporains.

En 1794, VAHL (55, fasc. 3, pp. 46-47), ignorant le nom de LAMARCK, énonce la différence entre les deux espèces, et donne la plupart des caractères essentiels encore utilisés actuellement : « differe igitur videtur ab americana caule teneriore ramoso, foliis brevioribus angustioribus, corollis angustioribus, tubo corollae longiore, laciniis acutis, nec mucronatis, calycibus ovatis acutis laciniis capsula brevioribus. In americana caulis strictior et robustior, anguli caulis scabriusculi nec laeves, lacinae calycis angustiores reflexa ». Mais, chose curieuse, il donne aux deux taxa le nom de *G. verticillata* L.

Cependant, PERSOON en 1797 (36, p. 283) maintient une espèce unique. Il donne une description plus complète, se réfère à VAHL, mais conserve la conception large de l'espèce. Il demeure ainsi fidèle à LINNÉ; sa volonté de grouper sous un même nom les plantes des Indes et d'Amérique montre qu'il en concevait l'unité : en pratique, il a isolé sous le nom *G. verticillata* ce qui constitue notre genre *Enicostema*.

C'est à ce moment que naît le doute sur l'appartenance de ces plantes au genre *Gentiana* (BORCKHAUSEN (8), SCHMIDT (48)).

En 1798, WILLDENOW (59, tom. 1 (2), p. 640) préfère les transférer dans le genre *Exacum*; suivant l'opinion de VAHL, il considère deux espèces :

Exacum verticillatum (L.) Willd., avec référence à PLUMIER (Antilles).

E. hyssopifolium Willd., avec référence à BURMANN (1738), nom créé, dans l'ignorance de celui de LAMARCK, pour la plante des Indes.

En 1826, BLUME (6, fasc. 14, p. 848) crée le genre *Enicostema* pour l'une de ses récoltes de Malaisie, sans supposer de liaison entre sa plante et les *Exacum* de WILLDENOW. Plus tard, tandis que le genre *Enicostema* restait dans l'ombre, plusieurs botanistes concevaient la nécessité d'isoler ces deux espèces à la fois des genres *Exacum* et *Gentiana*; successivement, REICHENBACH (43), RAFINESQUE (42), DON (16) créent les genres *Slevoglia*, *Lepinena* et *Adeneua*, tous parfaitement synonymes d'*Enicostema*.

GRISEBACH (21) suppose une relation entre *Slevoglia* et *Enicostema*, mais, n'ayant pas vu le matériel de BLUME, ne les réunit pas; il semble cependant que son travail ait fait apparaître la synonymie aux auteurs suivants.

Mais la synonymie du genre *Enicostema*, telle qu'elle est classiquement établie, comprend d'autres noms qu'il nous faut étudier d'un peu plus près.

SCHMIDT, en 1794¹ (47, p. 18), crée le genre *Hippion* pour une douzaine d'espèces de *Gentiana* d'Europe centrale. En 1796 (48), publiant un synopsis des genres de Gentianacées, ce même auteur placera notre *Gentiana verticillata* L. dans le genre *Hippion*; à ce moment, *Hippion* compte alors 45 espèces, soit la grande majorité des *Gentiana* linnéens, ce dernier nom étant restreint à l'unique *G. lutea* L.

Il faut noter qu'*Hippion verticillatum* (L.) Schmidt ne peut en aucun cas être considéré comme espèce-type de *Hippion* Schmidt, puisque absente de la publication originale en 1794. *Hippion* Schmidt doit être considéré comme un synonyme partiel de *Gentiana* L. (au sens des auteurs modernes), et non comme synonyme d'*Enicostema* Blume.

En 1824, SPRENGEL (50, vol. I : 505) crée lui aussi un genre *Hippion*. Il y place (l. c. : 589) trois espèces, *H. viscosum* (Vit.) Spreng., *H. verticillatum* (L.) Spreng. et *H. hyssopifolium* (Willd.) Spreng. Contrairement aux apparences, et à ce que semble croire VELLKAMP (56), SPRENGEL a bien pensé créer un genre nouveau, par ignorance sans doute du travail de SCHMIDT. Les preuves en sont d'une part l'absence de toute référence à SCHMIDT, d'autre part l'indication d'un astérisque à la suite des noms créés (y compris celui du genre *Hippion*); ce signe, SPRENGEL l'utilisait pour distinguer ses propres créations nomenclaturales, ainsi qu'un examen du reste de l'ouvrage permet de le vérifier.

De ce fait, *Hippion* Spreng. 1824 non Schmidt 1791 n'est qu'un homonyme postérieur d'*Hippion* Schmidl. Il est donc illégitime, et la conservation d'*Enicostema* Blume est purement superflue.

On peut enfin remarquer que même en considérant *Hippion sensu* SPRENGEL comme une reprise — avec changement de délimitation — de *Hippion* Schmidt, cela ne justifie pas la conservation d'*Enicostema* Blume, dont *Hippion* Schmidt n'est pas synonyme.

Le genre *Ericoila* Borkhausen ne saurait être, lui non plus, compté comme synonyme d'*Enicostema*. Créé en 1796 dans un travail (8) concurrent de celui de SCHMIDT (48), il correspond aussi à un découpage — différent — de *Gentiana* L. Dès l'origine, il comprend 11 espèces, parmi lesquelles *E. verticillata* (L.) Borkh. Mais là encore, il est impossible de choisir cette espèce comme type, étant donné que BORKHAUSEN lui-même doute de son appartenance à son nouveau genre: « Diese Pflanze soll eine halbzweyfächerigte Capsel haben, gehört sie also mit Recht zu dieser Gattung? »

Si *Ericoila* ne peut être synonyme d'*Enicostema*, il est possible au contraire, étant donné les espèces de *Gentiana* qu'il contient, de le considérer comme un synonyme d'*Hippion* Schmidl.

Les grands travaux floristiques du XIX^e siècle considèrent, selon leurs auteurs, soit une, soit deux espèces dans le genre. GILG (49, p. 67)

1. Date donnée par STAPLEU (51) comme probable. Cependant SCHMIDT, dans ce texte, se réfère à « Act. Soc. Sc. Bohem, 1795 part. II, p. 46, tab. I, fig. 1 ». Nous n'avons pas encore eu l'occasion de résoudre ce petit problème.

donne encore le genre *Enicostema* comme monospécifique, et cette opinion sera largement suivie (en particulier par TRIMEN (53) puis ALSTON (1), HIERN (23), COOKE (13), DOP & GAGNEPAIN (17), SCHWARTZ (49), ANDREWS (2)). Cependant, quelques auteurs maintiennent deux espèces, l'une de l'Ancien Monde, l'autre du Nouveau (p. ex. CUFODONTIS (14), BACKER & BAKHUIZEN VAN DEN BRINK (3)).

Mais dès 1903, la complexité du genre avait été entrevue par N. E. BROWN (5, p. 562) qui y reconnaissait 4 espèces, dont une innommée à Madagascar; cette conception sera recopiée par quelques auteurs de travaux africains (tels que HILL & PRAIN (24), PHILLIPS (38)). Ce sera la position adoptée par VELDKAMP (56) qui, 65 ans plus tard, nommera enfin la plante malgache; explicitant le travail de BROWN sans rien changer à la délimitation des taxa, il distingue en outre une espèce des Antilles, une autre de l'Ancien Monde, et une troisième localisée en Afrique orientale.

DISTINCTION DES TAXA

La persistance, jusqu'à nos jours, de la conception monospécifique linnéenne met en évidence la grande homogénéité du genre. Tous les *Enicostema*, en effet, se ressemblent beaucoup, et les distinctions ne peuvent être basées que sur des caractères assez fins.

D'autre part, ces plantes sont douées d'un grand pouvoir de variation, tant au niveau des individus qu'à celui des populations. Ces modifications peuvent être dues à l'écologie, et liées au substrat, au biotope, ou à la saison; mais parfois, de petits caractères génétiques peuvent varier de façon anarchique, et rendre encore plus difficile la compréhension des unités taxinomiques. C'est pourquoi la valeur des caractères à utiliser pour la distinction des espèces doit être discutée avec soin.

Les *Enicostema* sont des herbes grêles ou puissantes, simples ou ramifiées, parfois presque suffrutescentes, à tiges carrées ou rondes; annuelles ou vivaces, il est parfois difficile de faire le départ entre grandes annuelles ramifiées et pérennantes à souche grêle; mesurant de quelques centimètres à plusieurs décimètres, les plantes basses ont des entrenœuds très courts, tandis que les plantes élevées les ont beaucoup plus longs. Ces aspects, très différents à première vue, ne correspondent qu'à des variations écologiques, biologiques ou saisonnières.

RECHERCHE DES CARACTÈRES DE DISCRIMINATION

A. — Les feuilles, strictement opposées décussées, trinervées dès la base ou un peu au-dessus, sont réunies par un très mince bourrelet entourant la tige; chez les plantes malgaches, la base des feuilles bractéales se développe en oreillettes soudées deux à deux, formant une large collerette; la tige est perfoliée dans l'inflorescence. La taille des feuilles varie largement en fonction des conditions hydriques de la sta-

tion, et également de leur position sur la tige : les feuilles basales sont en général plus élargies que les supérieures, mais ce n'est pas absolu. Compte tenu de cette plasticité, la taxinomie ne semble rien pouvoir espérer des dimensions foliaires; mais au contraire, la forme de l'apex mérite d'être étudiée : le limbe s'atténue longuement en pointe aiguë dans certains taxa, tandis qu'il se termine plus ou moins abruptement, en coin, dans les autres, où il est alors brièvement mucroné (voir pl. 2).

B. — L'inflorescence des *Enicostema* est complexe; les fleurs, subsessiles, sont groupées en glomérules dans l'aisselle des feuilles bractéales; la richesse de ces glomérules varie en fonction de la vigueur de la plante.

L'ordre d'épanouissement des fleurs au niveau d'un nœud nous a permis de mettre en évidence la nature du glomérule axillaire : c'est une cyme bipare très condensée et plus ou moins irrégulière. Il y a une cyme dans chaque aisselle de bractée, ces cymes apparaissent de bas en haut le long de la tige : l'inflorescence est une grappe de cymes.

À l'intérieur de chaque cyme axillaire, les rameaux sont extrêmement réduits, sauf dans quelques échantillons presque tératologiques, où ils atteignent plusieurs millimètres (*Monod de Froideville 1333, L*). Les axes de la cyme sont amalgamés en une callosité portant les fleurs; tout le système caulinaire est méconnaissable.

Ces cymes sont remarquables à plusieurs points de vue (pl. 3) :

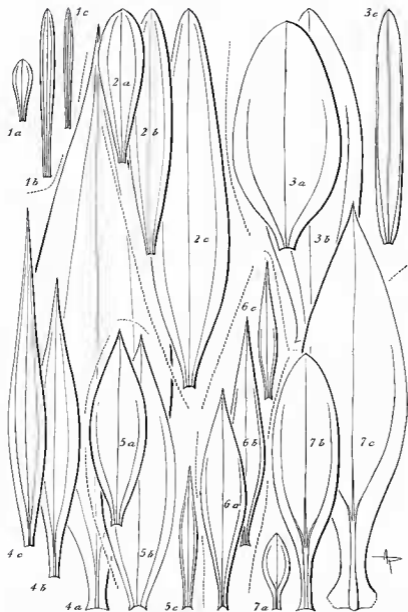
— le développement de la cyme bipare est fondamentalement régulier et équilibré : à la fleur centrale (1) succèdent les deux fleurs de second ordre (2 et 2'), qui elles-mêmes sont suivies des fleurs de troisième ordre;

— l'emplacement des fleurs ne correspond pas au schéma classique de la cyme bipare (pl. 3, B); la décussation des rameaux florifères est souvent masquée par des gauchissements : tout se passe comme si certaines fleurs, coincées entre la tige, la feuille bractéale et les fleurs précédentes, migraient latéralement pour trouver l'espace nécessaire à leur développement;

— une irrégularité se manifeste, dans la cyme, de diverses façons :

— le développement de la cyme se poursuit de façon incomplète au-delà du troisième ordre : seule, une fleur (4'), située au bord externe du glomérule, représente les éléments de quatrième ordre. Les fleurs de l'ultime ordre représenté apparaissent toujours à la périphérie, leurs symétriques, devant se placer vers le centre de la cyme, manquent;

— si l'on peut retrouver, malgré leur position souvent trompeuse, les bractéoles des fleurs de 1^{er} et 2^e ordre, il faut constater que les fleurs de 3^e et 4^e ordre semblent n'en avoir chacune qu'une seule. Les 4 fleurs de 3^e ordre (pl. 3) n'ont chacune qu'une bractéole placée à la périphérie de la cyme, tandis que la bractéole opposée, qui devrait être à proximité de la fleur centrale, ne se développe pas. La fleur d'ordre 4, elle aussi, ne voit se développer qu'une seule de ses bractéoles, située vers l'extérieur du glomérule;



Pl. 2. — Comparaison des formes foliaires et variation le long d'une même tige. — a, feuille inférieure; b, feuille moyenne; c, feuille bractéale. — 1 et 2, *Enicostema axillare* (Lam.) A. Raynal, subsp. *axillare* (Tanner 4497 et *Holobotrys* n. n.); 3, *E. axillare* subsp. *latilobum* (N. E. Br.) A. Raynal (Saccus 722); 4, *E. axillare* subsp. *littorale* (Bl.) A. Raynal (Backer 20332); 5 et 6, *E. verticillatum* (L.) Engl. ex Gilg (Rogers 5467 et Rodriguez 4148); 7, *E. Elizabethae* Veldkamp (Humbert 32616). Échelle : $\times 1$.

— le calice est affecté par une réduction du nombre des sépales chez, d'une part, les fleurs les plus proches du centre du glomérule, et, d'autre part, les fleurs d'ordre ultime.

C. — Le périanthe, et surtout le calice, subit une altération qui semble en relation avec le tassement des inflorescences : les fleurs externes sont les moins déformées.

Le calice perd sa pentamérie régulière par réduction de taille, ou même disparition, des deux sépales internes dans la préfloraison imbriquée-quinconciale (pl. 3, A). Ces deux sépales internes sont les derniers sépales apparus le long des deux hélices foliaires traditionnellement reconnues dans ces plantes; deux sépales apparaissent le long d'une hélice, et trois le long de l'autre hélice; l'ultime sépale de la plus longue des deux hélices est en général le plus réduit.

Le jeu de ces phénomènes permet d'observer toute une gamme de calices : le calice normal pentamère subrégulier (très rare), pentamère irrégulier par réduction de la taille d'un sépale interne (ou des deux), tétramère par disparition d'un sépale interne (l'autre étant en général réduit), ou même parfois trimère, par disparition des deux sépales internes.

Malgré l'intérêt morphologique de ces phénomènes, nous n'avons pas pu en tirer des données taxinomiquement utilisables.

Mais si l'on ne tient compte que des sépales les plus développés des fleurs périphériques des glomérules, il devient possible d'étudier comparativement la forme des lobes du calice, et d'y trouver des caractères distinctifs (pl. 4). Si l'on s'en tient à ce protocole, on peut utilement mesurer la longueur des lobes et du calice lui-même : le rapport entre ces deux mesures sera utilisé dans la suite de notre travail.

Le calice porte à sa base, sur la face interne, un rang de très petites « glandes » qui manquent dans la plante malgache.

D. — Quel que soit le degré de déformation du calice, la corolle demeure toujours régulière; normalement pentamère, elle peut, exceptionnellement, être tétramère dans les fleurs à calice très réduit; les cas de pléiomérie ne sont pas rares.

Longuement gamopétale, à lobes lancéolés à préfloraison contortée, la corolle des *Enicoslema* ne fournit guère de caractères distinctifs.

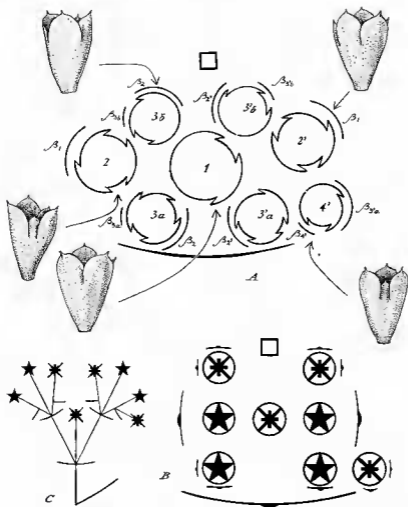
Le tube porte l'androcée sur sa face interne.

E. — L'androcée des *Enicoslema* est très remarquable, et cela explique les noms qui furent donnés à ces plantes (*Lepinema*: filet à écaille, *Adenema*: filet glanduleux).

Les filets staminaux, élargis et coalescents dans leur partie inférieure, forment un tube concentrique à celui de la corolle sur une partie de leur longueur. Chez *E. Elizabethæ*, de Madagascar, le tube staminal est entièrement adné au tube corollin; chez les autres espèces, au contraire, cette membrane tubulaire n'est adnée à la corolle qu'à la base et le long des nervures médianes des pétales, entre les étamines : derrière chaque

filet se trouve une poche en cornet aplati, comprise entre les tubes de la corolle et de l'androcée (pl. 4, 4 et II).

Un lobe triangulaire, aigu, alternant avec les étamines, adné égale-



Pl. 3. — La cygne axillaire, inflorescence élémentaire des *Enicostema*. A, diagramme observé d'une cygne axillaire; l'emplacement relatif des fleurs et des bractéoles correspond à l'observation et non à une construction schématique; chaque fleur est représentée par le diagramme de son calice, où apparaît l'imbrication des sépales; les sépales internes sont réduits ou absents; quelques calices sont figurés, la flèche indique leur position dans la cygne, et l'angle sous lequel ils sont dessinés. B et C, schémas théoriques de cette même cygne: la position des fleurs et des bractéoles est déterminée selon l'image schématique classique de la construction d'une cygne; les fleurs pentamères sont représentées par des étoiles, les fleurs tétramères, par des croix. *Enicostema axillare* subsp. *latilobum* (N. E. Br.) A. Raynal (Schlieben 5789); échelle des calices: $\times 5$.

ment au tube de la corolle, prolonge la membrane staminale le long de la nervure médiane de chaque pétale.

Les filets staminiaux s'individualisent au niveau d'un organe complexe. C'est un renflement spongieux, en forme d'éteignoir, dont le lobe avance au-dessus de l'ovaire, et dont le sommet s'atténue en un filet portant l'anthère; cette écaille charnue est creusée à sa base d'une fossette tapissée d'épiderme très finement papilleux (et probablement nectarifère). L'écaille retombe en un ou deux plis, de forme variable, et auxquels il semble prudent de ne pas attacher d'importance taxinomique : la consistance spongieuse de l'organe induit la formation d'artefacts lors de la fanaison ou de la dessiccation de la fleur. Cet ornement a peut-être une fonction glandulaire, et on peut supposer que le gonflement de ses tissus spongieux joue un rôle mécanique dans l'épanouissement de la fleur.

L'anthère, biloculaire, déhiscente par fentes longitudinales, est surmontée par un petit apex prolongeant le filet; selon les taxa, cet apex est soit très court, soit au moins égal à la moitié de la longueur de l'anthère.

F. — Le gynécée est très homogène dans le genre : ovaire bicarpellé, uniloculaire, à placentation pariétale; placentas légèrement intrusifs, ovules nombreux. Style unique, terminé par un stigmate capité hémisphérique, parfois légèrement émarginé.

G. — La corolle, marcescente, persiste au cours de la maturation du fruit qui, en grossissant, la déchire à la base; mais elle demeure sur la capsule très longtemps. Capsule ovoïde, à déhiscence septicide, dont la taille, bien que variable, a une signification taxinomique certaine. Graines très nombreuses, anguleuses, à tégument finement alvéolé; leur diamètre moyen, variant dans le même sens que la taille de la capsule, vient renforcer ce caractère distinctif.

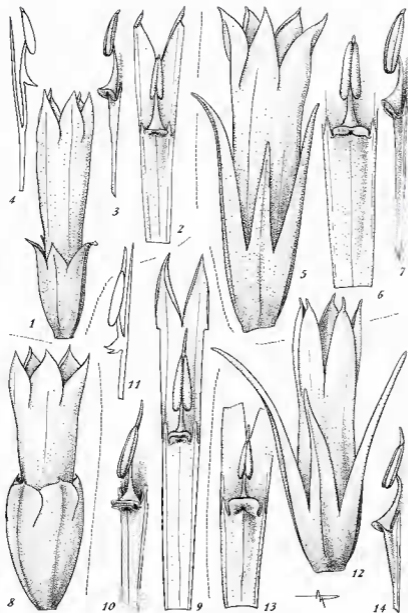
RÉCAPITULATION DES CARACTÈRES DISTINCTIFS ESSENTIELS

1. L'apex foliaire longuement atténué en acumen aigu est constant chez *E. verticillatum*, *E. arillare subsp. littorale* et *E. Elizabethæ*.

2. Les feuilles bractéales soudées en une collerette entourant la tige sont spectaculaires chez *E. Elizabethæ*, et toujours absentes ailleurs. Mais seules les feuilles bractéales présentent ce caractère, l'insertion sur la tige des feuilles inférieures étant semblable à celle de tous les *Enicostema*.

3. Chez *E. verticillatum*, la tige et les sépales (le long de leur nervure médiane) sont scabres.

4. La longueur absolue des pièces périnthaires varie largement, mais le rapport $\alpha = \text{longueur du calice} / \text{longueur de la fleur}$ est une



Pl. 4. — Comparaison des fleurs et des étamines dans le genre *Enicosternum* Bl. : — *E. axillare* (Lam.) A. Raynal subsp. *axillare* (Arnott s. n.) : 1, fleur; 2, 3, étamine, de face et de profil; 4, coupe schématique d'une étamine au niveau de son insertion. — *E. axillare* subsp. *littorale* (Bl.) A. Raynal (Zollinger 2769) : 5, fleur; 6, 7, étamine, de face et de profil. — *E. axillare* subsp. *latilobum* (N. E. Br.) A. Raynal (Holt 2939) : 8, fleur. — *E. Elizabethae* Veldkamp (Léandri 2769) : 9, 10, étamine, de face et de profil; 11, coupe schématique d'une étamine au niveau de son insertion. — *E. verticillatum* (L.) Engl. ex Gilg (Debenax s. n.) : 12, fleur; 13, 14, étamine, de face et de profil. Echelle de toutes les figures : $\times 10$.

donnée utile; bien entendu, seules les fleurs situées à la périphérie des glomérules, dont le calice est bien développé, doivent être mesurées. *E. verticillatum* se remarque grâce à son calice grand relativement à la fleur : $\alpha \gamma$ varie de 0,65 à 0,97, le calice mesure en moyenne les $3/4$ de la longueur de la fleur. Dans les autres taxa, α varie de 0,27 à 0,62.

5. Les lobes du calice, charnus, à marges finement papyracées plus ou moins développées, chez *E. axillare* et *E. verticillatum*, sont entièrement scarieux à nervure médiane fine chez *E. Elizabethæ*.

6. Les lobes du calice sont plus ou moins longuement triangulaires ou lancéolés, sauf chez *E. axillare subsp. latilobum*, où ils sont suborbiculaires acuminés.

7. Les glandes de la base du calice, sur la face interne, ne font défaut que chez *E. Elizabethæ*.

8. *E. Elizabethæ* montre seul une soudure complète du tube staminal au tube corollin.

9. La longueur de l'apex staminal semble remarquablement constante à l'intérieur de chaque taxon; il égale environ la moitié de la longueur de l'anthère chez *E. verticillatum* et *E. Elizabethæ*, mais il n'atteint pas le quart de la longueur de l'anthère chez *E. axillare*.

10. La taille de la capsule et le diamètre des graines varient corrélativement. Les graines de *E. Elizabethæ* mesurent de 0,9 à 1 mm de diamètre, tandis qu'elles ne dépassent pas 0,5 mm dans les autres taxa.

Nous n'avons réuni, dans cette brève liste, que des caractères d'observation aisée; par l'étude comparative des valeurs de ces caractères, nous tenterons de préciser les rapports existant entre les taxa.

RELATIONS ENTRE LES TAXA

Chacun des 10 caractères envisagés peut prendre deux valeurs que nous représenterons par + ou — :

- 1 { + Apex foliaire longuement atténué
 - Apex foliaire en coin
- 2 { + Bractées perfoliées
 - Bractées non perfoliées
- 3 { + Tige et sépales scabres
 - Tige et sépales non scabres
- 4 { + $\alpha > 2/3$
 - $\alpha < 3/5$

- 5 } + Sépales entièrement scarieux
 } — Sépales charnus, à marge seule scarieuse
- 6 } + Sépales suborbiculaires acuminés
 } — Sépales triangulaires-lancéolés à aciculaires
- 7 } + Pas de glandes à la base du calice
 } — Un cercle de glandes entre calice et corolle
- 8 } + Tube staminal entièrement adné à la corolle
 } — Tube staminal partiellement libre au niveau des étamines
- 9 } + Apex staminal égal à la moitié de l'anthère
 } — Apex staminal n'atteignant pas le quart de l'anthère
- 10 } + Graine de plus de 0,9 mm de diamètre
 } — Graine de moins de 0,5 mm de diamètre.

En portant pour chaque taxon la valeur de ces caractères, on établit le tableau 5; chaque ligne y figure une définition concise et symbolique d'un taxon, et il devient facile de comparer les taxa entre eux.

	10	2	5	7	8	1	9	3	4	6
<i>E. Elizabethae</i>	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-
<i>E. verticillatum</i>	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-
<i>E. axillare</i> subsp. <i>littorale</i>	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>E. axillare</i> subsp. <i>latilobum</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>E. axillare</i> subsp. <i>axillare</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

Fig. 5. — Valeur des caractères envisagés pour chaque taxon; les caractères sont symbolisés par les numéros qu'ils portent dans la liste ci-dessus.

Le nombre de différences séparant deux taxa est mis en évidence par le tableau 6. Sur les 10 caractères envisagés, on voit immédiatement que 6 à 8 séparent *E. Elizabethae* des autres unités; 3 à 7 caractères distinguent *E. verticillatum* de l'ensemble; mais les trois autres taxa ne diffèrent entre eux que par 1 ou 2 caractères. En un mot, *E. Elizabethae* et *E. verticillatum*, très distincts, s'individualisent par rapport à une sorte de noyau hétérogène; ces deux espèces apparaissent très distantes d'un groupe dont les trois constituants sont au contraire proches les uns des autres.

L'on a tenté de représenter schématiquement les positions respectives de nos cinq unités sur la figure 7. On a admis que la distance entre deux taxa est proportionnelle au nombre de différences qui les séparent; étant donné le nombre restreint de caractères sur lequel repose la discussion, cette notion paraît un peu simpliste, mais elle permet d'obtenir une image suggestive.

Cette vue synthétique est confirmée par un exemple chiffré. Sur le diagramme de la figure 8, la longueur de la capsule est portée en abscisses, et le rapport α (longueur du calice/longueur de la fleur) est porté en ordonnées; les mesures ont été effectuées sur un grand nombre d'échan-

	<i>E. Elizabethae</i>	<i>E. verticillatum</i>	<i>E. axillare</i> subsp. littorale	<i>E. axillare</i> subsp. latilobum	<i>E. axillare</i> subsp. axillare
<i>E. Elizabethae</i>	●	7	6	8	7
<i>E. verticillatum</i>	7	●	3	5	4
<i>E. axillare</i> subsp. littorale	6	3	●	2	1
<i>E. axillare</i> subsp. latilobum	8	5	2	●	1
<i>E. axillare</i> subsp. axillare	7	4	1	1	●

Fig. 6. — Nombres de différences entre les taxa pris deux à deux.

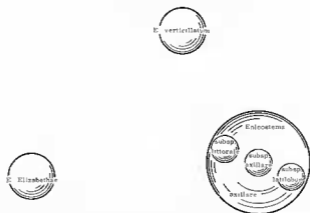


Fig. 7. — Schéma montrant l'éloignement relatif des divers taxa reconnus dans le genre *Eucostema*; les distances sont approximativement proportionnelles au nombre de différences qui les séparent deux à deux.

illons. Nous obtenons trois nuages de points; deux d'entre eux correspondent respectivement à *E. verticillatum* et *E. Elizabethae*; mais le troisième, hétérogène, représente le groupe *E. axillare* dont les constituants ne se séparent pas sur les critères utilisés ici.

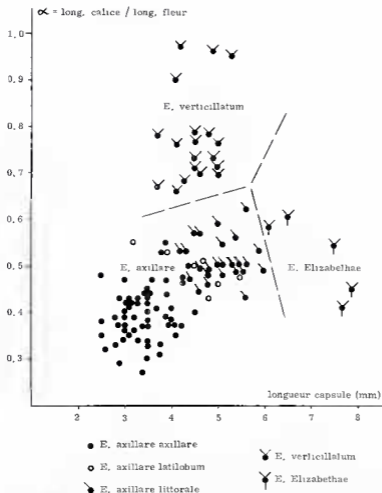


Fig. 8. — Diagramme illustrant la distinction des taxa d'*Encicostema* : en abscisses, longueur de la capsule; en ordonnées, α = longueur du calice / longueur de la fleur. D'autres caractères sont explicités par les figurés suivants : cercle blanc, lobes du calice suborbiculaires; cercle noir, lobes du calice allongés; barre oblique à gauche, feuilles à sommet longuement acuminé; barre oblique à droite, apex staminal long; barre vers le bas, tube staminal entièrement adné à la corolle.

Les représentations obtenues, par des voies fort différentes, sur les figures 7 et 8 sont cependant concordantes. C'est pourquoi nous pensons qu'il convient de ne distinguer que 3 espèces dans le genre *Encicostema*, et de reconnaître trois unités infraspécifiques dans le groupe *E. axillare*.

Les constituants de l'espèce complexe *E. axillare* diffèrent entre eux par un ou deux caractères, et ont, en outre, des aires géographiques nettement définies; nous considérons que ces différences sont assez nettes pour que l'on puisse donner à ces taxa rang de sous-espèces.

CLEF DES TAXA D'ENICOSTEMA

1. Capsule longue de 7-10 mm, graines de 1 mm de diamètre environ; feuilles bractéales à bases élargies et soudées par paire en collerette (tige perfoliée dans sa partie supérieure); tige comprimée au-dessus des nœuds. Anthères longuement apiculées. Madagascar. 3. *E. Elizabethæ* Veldkamp
- 1'. Capsule ne dépassant pas 6 mm de long, graines ne dépassant pas 0,5 mm de diamètre; bractées à base non élargie, tout au plus réunies par un étroit bourrelet; tige carrée, souvent presque ailée.
 2. Calice dépassant les 2/3 de la longueur totale de la fleur; dents du calice subulées à étroitement linéaires-lancéolées, au moins 5 fois plus longues que larges. Anthères longuement apiculées. Antilles, Amérique centrale. 2. *E. verticillatum* (L.) Engl. ex Gilg
 - 2'. Calice n'atteignant pas les 2/3 de la longueur totale de la fleur, et souvent beaucoup plus petit; lobes du calice lancéolés, triangulaires ou obovales, moins de 4 fois plus longs que larges. Anthères très brièvement apiculées. Ancien Monde. 1. *E. axillare* (Lam.) A. Raynal
3. Lobes du calice obovales à suborbiculaires, arrondis au sommet, mucronés, largement scarieux au bord. Afrique orientale. 1b. *subsp. latilobum* (N. E. Br.) A. Raynal
- 3'. Lobes du calice triangulaires ou lancéolés, aigus au sommet, à marge scarieuse étroite.
 4. Sommet des feuilles arrondi ou en coin, parfois subaigu, mais non acuminé, mucroné; capsule longue de 2,5 à 4,5 mm env. Asie, Afrique. 1a. *subsp. axillare*
 - 4'. Sommet des feuilles longuement atténué en un acumen aigu; capsule longue de 4 à 6 mm env. Malaisie. 1c. *subsp. littorale* (Bl.) A. Raynal

ENICOSTEMA Blume¹

- Bijdr. tot de Flora van Nederl. Indië 14 : 848 (1826).
 — *Stevoglia* REICHENBACH, Conspectus : 133 (1828).
 — *Lepinema* RAFINESQUE, Fl. Telluriana 3 : 26 (1836).
 — *Adenema* G. DON, Gen. Syst. of Gard. and Bot. 4 : 201 (1837).
 — *Hippionum* O. KUNTZE, Rev. Gen. Plant. 2 : 428 (1891).
 — *Enicostema* ENDLICHER, Gen. Plant. : 605 (1838), *sphalm.*
 — *Enicostemma* STEUDEL, Nomenclator Bot. ed. 2, 1 : 555 (1840), *sphalm.*

Species typica : *E. littorale* Blume (*E. axillare* (Lam.) A. Raynal *subsp. littorale* (Blume) A. Raynal).

1. Nom conservé (45, 61) contre *Hippion* SCHMIDT, mais cette conservation est tout à fait superflue (cf. plus haut, p. 62).

Enicostema axillare (Lamarck) A. Raynal, *comb. nov.*

- « *Gentiana centauroides*, Indix Orientalis, *Hyssopifolio, floribus purpureis in verticillis densius stipatis* » [PLUKENET, Manlissa : 89, tab. 343, fig. 7 (1700)].
- « *Centaureium angustifolium, floribus ex alia sessilibus* » [BURMANN, Rar. Afric. Plant. : 206, tab. 74, fig. 3 (1738)].
- *Gentiana verticillata* L. var. β [LAN., Encycl. méthod., Bot. 2 : 642 (1788)].
- BAS. : — *Gentiana axillaris* LAM., Illustr. Gen. 1 (2) : 487 (1793), non RAFINESQUE 1828, nec (F. W. SCHMIDT 1794) REICHENBACH 1828. — TYP. : Sonnerat s. n., Pondichéry, Inde, P-LA!
- *Exacum hyssopifolium* WILLD., Sp. Plant. 1 (2) : 640 (1798). — LECTOTYP. (58) : Fabricius in herb. Linné 328.30.
- ≡ *Hippion hyssopifolium* (WILLD.) SPRENGEL, Syst. Veget., ed. 16, 1 : 589 (1825).
- ≡ *Cicendia hyssopifolia* (WILLD.) WIGHT & ARNOTT, Bot. Mag. ed. Hooker & Compton 2 : 249 (1836).
- ≡ *Adenema hyssopifolia* (WILLD.) G. DON, Gen. Syst. of Gard. and Bot. 4 : 201 (1837).
- ≡ *Hippionum verticillatum* (L.) O. KUNTZE var. *hyssopifolium* (WILLD.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Plant. 2 : 428 (1891).
- ≡ *Enicostema hyssopifolium* (WILLD.) VERDOORN, Bothalia 7 : 462 (1961).
- *Stevoglia orientalis* GRISEBACH, in DE CANDOLLE, Prodr. 9 : 65 (1845). — SYNTYP. : plusieurs échantillons conservés dans l'herbier G-DC.
- ≡ *Hippion orientale* (GRISEB.) DALZELL & GIBSON, Bombay Flora : 157 (1861).
- *Stevoglia maritima* DALZELL, Kew Journ. of Bot. ed. Hook., 2 : 137 (1850). — TYP. : Dalzell, Inde.
- ≡ *Hippionum verticillatum* (L.) O. KUNTZE var. *maritimum* (DALZ.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Plant. 2 : 428 (1891).
- *Gentiana verticillata* L., Syst. Nat. ed. 12 : 200 (1767), *pro parte, non* Syst. Nat., ed. 10 (1760).
- ≡ *Gentiana verticillaris* RETZIUS, Observ. 2 : 15 (1781), *sphalm.*
- ≡ *Enicostema verticillare* (RETZ.) BAILLON, Hist. des Pl. 10 : 131 (1891).
- *Hippion verticillatum* auct. : HIERN, Cat. Afric. Pl. Welwitsch 3 : 711 (1898), *non* (L.) SCHMIDT ss. str.
- *Enicostema verticillatum* auct. : ALSTON, in TRIMEN, Hand-book Fl. of Ceylon, suppl. : 198 (1931), *non* (L.) ENGL. ex GILG ss. str.
- *Enicostema littorale* auct. : C. B. CLARKE, in HOOK., Fl. of Brit. India 4 : 101 (1883); TRIMEN, Hand-book Fl. of Ceylon 3 : 185 (1895); BAKER & BROWN, in THRELKELTON-DYER, Fl. Trop. Afr. 4 (1) : 563 (1903); HUTCHINSON & DALZIEL, Fl. West Trop. Afr. ed. 1, 2 : 183 (1931).

Seule espèce du genre à large répartition, l'*E. axillare* occupe une grande partie des régions chaudes de l'Ancien Monde. C'est également la seule espèce au sein de laquelle s'observent d'importantes variations morphologiques; deux d'entre elles, géographiquement localisées, présentent en outre des caractères constants et bien tranchés : nous pensons pouvoir les isoler infraspécifiquement. Mais la troisième sous-espèce se définit moins aisément; elle montre des variations importantes de plusieurs caractères, et, plus que les deux autres, semble être une unité un peu fluctuante.

subsp. **axillare**

Nous avons cru, un temps, à l'hétérogénéité de cette sous-espèce, et avons tenté d'y reconnaître des unités plus restreintes, mais homogènes.

Nous avons pu remarquer, en effet, que les fleurs sont en général plus grandes, les sépales plus longs, pour leur largeur, en Afrique qu'en Inde; mais l'étude d'un grand nombre d'échantillons nous a montré que nous n'avions pas deux populations distinctes, mais un vaste ensemble complexe, sans hiatus, et sans « noyaux » homogènes morphologiquement ou géographiquement limités.

Dans l'état actuel de nos connaissances, et avec les moyens dont nous disposons, il est préférable de considérer ici une seule sous-espèce, variable.

Mais il est certain que les plantes africaines ont, en moyenne, des fleurs plus grandes et des sépales plus longuement triangulaires que celles des Indes; nous pouvons supposer que, à la faveur de l'aire géographique très vaste de cette sous-espèce, ses potentialités génétiques et écologiques se sont développées différemment sur un continent et sur l'autre. Peut-être peut-on imaginer qu'une étude biosystématique soignée, s'appliquant à de nombreuses populations vivantes réparties d'un bout à l'autre de l'aire, mettrait en évidence de petites unités actuellement indéfinissables.

ÉCOLOGIE :

Plantes s'accommodant de milieux très divers : elles semblent assez indifférentes à l'humidité du substrat (des marais et plaines inondables aux rochers arides), à la salinité du milieu (des zones littorales halophiles aux savanes continentales), à la texture du sol (des plages et dunes de sable aux argiles battantes), à l'altitude (du niveau de la mer aux zones montagneuses de plus de 1 000 m), et même à leur environnement biologique, puisqu'on les rencontre soit dans des milieux naturels, soit, comme mauvaises herbes, dans des cultures.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE :

COCHINCHINE : *Pierre* 5213, P! (seule récolte, présence à vérifier).

INDE : *Arnold s.n.* in herb. Decaisne, P! *Baldev* 176, COI!; *Bell s.n.*, K!; *Bourne* 1610, K!, 5158, K!, s. n., K!; *Commerson* 98, P!; *Compagnie Anglaise des Indes Orientales* 4396, G-DC; *Drummond* 25493, K!; *Edgeworth s.n.*, K!; *Ellerton Stocks* 453, K!, s. n., K!; *Falconer s.n.*, L!; *Gamble* 10878, K!, 12825, K!; *Haines* 3397, K!; *Lépine s.n.*, P!; *Maries* 61, BM, P!; *Pierre s.n.*, P!; *Raizada* 23686, L!; *Sedgwick* 1903, K!; *Sonneral s.n.*, type, P-LA!; *Thomson s.n.*, K! L! P! U!; *Wallace* 9135, K!; *Wallich HPL* 396, K!; *Wight s.n.* L! P!; *coll.? P-JU!*; *coll.? G-DC*.

CEYLAN : *Hönig s.n.*, L!; *Simpson* 9682, K!; *Van Steenis* 19537, L!; *Thwaites s.n.*, P!; *Walker s.n.*, K!.

ARABIE : *Bolla s.n.*, P!; *Ralhjeus* 834; *Schweinfurth* 1030, 1282, P!; *Wissmann* 2181.

SUDAN : *Jackson* 2767, K!; *Kotschy* 224, K! L! P!; *Quartin-Dillon & Petit s.n.*, P!; *Sykes* 15, BM!

ÉTHIOPIE : *Mooney* 8232, K!

SOMALIE : *Ciferri* 89, K!; *Glover & Gilliland* 195, K!; *Hemming* 1571, K!; *Revoil* s. n., P!

UGANDA : *Scheffler* 219, K! L! P!

KENYA : *Bally* 2315, K!; *Boy Opiko* 297, K!; *Dowson* 424, K!; *Dümmer* 1970, K!, 5064, K!; *Gillespie* 180, K!; *Graham* 1660, K!; *Greenway & Rawlins* 9453, K!; *Irwin*

272, K1; Jeffery 289, K1; Napier 392, K1, 959, K1; Pothill & Paulo 513, K1; Rawlins 179, K1; Someran 105, K1; Tweedie 999, K1; 2380, K1; Whyte s. n., K1

TANZANIE : Archbold 106, K1; Bruce 656, K1; Burnett 49174, K1; Davis 254, K1; Drummond & Hemslry 1335, K1; Foutkner 573, K1; Geltinger 3526, K1; Greenway 6931, K1; 9686, K1; 10011, K1; Greenway & Kanuri 11284, K1; Haarer 674, K1; 1570, K1; Holst 8784, COI1; Kafuli 76, K1; Lamparey 310, K1; Lea LR 18, K1; LR 33, K1; Mgaza 153, BR1 K1; Michelmore 1134, BR1 K1; Milne-Redhead & P. Taylor 7007, K1; 7079, BR1 K1; Newbould 5914, K1; Pielou 88, BR1 K1; Richards 3135, BR1 K1; 14226, K1; 15799, K1; 17545, K1; Romola D. Bax 243, K1; Schlieben 3259, BR1 P1; Semse 1441, K1, 1823, K1; Siame 42, K1, 587, K1; Tanner 2104, K1, 2382, K1, 2569, K1, 2895, K1, 3118, K1, 3397, BR1 K1; Tweedie 1671, K1 P1; Verdouart 2749, BR1 K1; Volkeus 2138, K1; Whellan 1187, K1

ZANZIBAR : Bolvin s. n., P1; d'Alleizette 4930, L1

MOZAMBIQUE : Batsinhas 638, K1; Chase 2666, K1; Foutkner 162, BR1 COI1 K1; Johnson 71, K1; Kirk 333, K1; Le Testu 374, P1; Miller 7224, K1; Quintas s. n., COI1; Rodriguez de Carvalho s. n., COI1; Schlechter 11697, BR1 COI1 L1 P1; Sofia Pomba Guerra 24, COI1; Surcouf B 42, P1

MALAWI : Laurence 11, K1

ZAMBIE : Burnett s. n., BR1

ANGOLA : Welwitsch 1517, COI1 K1 P1, 1518.

SUD-OUEST AFRICAÏN : Walter 2950, BR1

BOTSWANA : Lugard 87, K1, 235, K1

RHODÉSIE : Chase 7456, K1; Drummond 5531, K1; Eyles 8557, K1; Phipps 124, K1; 273, BR1, 2283, K1; Will 4740, K1

UNION D'AFRIQUE DU SUD : Kassner 1323, BR1; 1341, BR1 P1; Rehmann 5280, BR1; Schlechter 4306, COI1; Swynnerton 2032, K1

Outre les pays énumérés, la plante a été signalée de Gambie (5, 25, 52), mais aucune récolte provenant de l'ouest africain ne semble exister; nous pensons qu'il n'y a pas lieu de reprendre cette indication, en fonction des données que nous avons pu réunir.

L'origine de la citation de cette plante en Gambie semble être un travail où BAKER (4, p. 273) détermine *Enicostema liliorale* Bl. un échantillon Brown-Lester récolté à « Bakindie »; ceci réapparaîtra évidemment dans la Flora of Tropical Africa (5, p. 563). Mais WILLIAMS (60), en 1907, reprend les récoltes de BROWN-LESTER sans trouver d'*Enicostema*. Il semble bien que la détermination initiale de BAKER, fautive, ait été discrètement rectifiée par la suite; cette hypothèse est appuyée par le fait qu'une main anonyme a rayé la mention « Gambia » dans un exemplaire de la Flora of Tropical Africa conservé à Kew¹.

subsp. **latilobum** (N. E. Br.) A. Raynal, *stat. nov.*

BAS. : *Enicostema latiloba* N. E. BROWN, in TRUSELTON-DYER, Fl. Trop. Afr. 4 (1) : 564 (1904). — LECTOTYP. : Wakefield s. n., K1

ÉCOLOGIE :

Des biotopes variés semblent également convenir à ces plantes : bord de mer, bord de ruisseau, savane ou culture sèches.

1. Indication aimablement communiquée par F. N. HEPPER, *in litt.*

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE :

- KENYA : Wakefield s. n., type, K!
 TANZANIE : Büsse 2320, BR!; Drummond & Hemsley 3671, BR! K!; Faulkner 3536, K!; Greenway 4968, K!; Holsl 2930, K! P!; Padwa 315, BR! K!; Sacleux 722, P!; Schlieben 2459, BR!, 5780, BR!; Tonner 1930, K!
 ZANZIBAR : Greenway 1424, K!; Vaughan 480, K!; 1850, K!; Sacleux 2207, P!
 MOZAMBIQUE : Kirk s. n., K!
 S. LOC. : Hannington s. n., K!

subsp. *littorale* (Blume) A. Raynal, *stat. nov.*

- BAS. : — *Encostema littorale* BLUME, Bijdr. Flor. Nederl. Ind. 14 : 848 (1826).
 — **Typ.** : Blume s. n., Java, (holo- L!, iso- U!).
 — *Hippion littorale* (Bl.) Miquel, Flor. Ind. Bat. 2 : 559 (1856).
 — *Encostema hyssopifolium* auct. : BACKER & BAKHUIZEN VAN DEN BRINK, Fl. Java 2 : 438 (1965).

ÉCOLOGIE :

Marais, bords de rizières, bords de routes, souvent près de la mer.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE :

- JAVA : Backer 4688, L! U!, 7574, L!, 15216, L! U!, 15283, 15542, L!, 16300, L!, 16710, L!, 24336, L!, 24385, L! U!, 24676, L!, 37000, L!, 37370, L!, 37664, L!, s. n., L!; Bortes s. n., L!; Blume s. n., type, L! U!; De Vriese s. n., L!; Dorgelo 1994, L!; Ernst 50, L!; Horsfield 1403, K!; Kooper s. n., U!; Koorders 4215, L!; Leschenault s. n., P!; Lorzing 2467, L!; Zollinger 2769, K! L! P!
 MADURA : Backer 19108, L!, 19330, L!, 19820, L! 20332, L! 20481, L!; coll. ? 1793 HB, L!
 LONBOK : De Voogl 2210, L!; Elbert 2003, L!
 SUMBAWA : Socjarto 34, L!
 SUMBA : De Voogl 1997, L!; Monod de Frodeville 1333, L!; Iboel 43, L!
 TIMOR : Walsh 458, BM!
 S. LOC. : Junghuhn 28, L!, 30, l.; Coerl 903, L!

***Encostema verticillatum* (L.) Engler ex Gilg**

in ENGLER & PRANTL, Natürl. Pflanzenfam. 4 (2) : 67 (juin 1895); ENGLER, Pflanzenwelt Ostafri. C : 313 (août 1895).

- « *Centaurium minus ad atas floridum* » [PLUMBER, Cat. Plant. Amer. : 3 (1703); BERMANN, Plant. amer. : 71, tab. 81, fig. 2 (1755)].

BAS. : — *Gentiana verticillata* L., Syst. Nat., ed. 10 : 952 (1760). — **Typ.** : Illustration originale de PLUMBER (40).

- ≡ *Hippion verticillatum* (L.) F. W. SCHMIDT, Roemer Arch. Bot. 1 (1) : 11 (1796).
 ≡ *Ericoila verticillata* (L.) BORKHAUSEN, Roemer Arch. Bot. 1 (1) : 27 (1796).
 ≡ *Ezacum verticillatum* (L.) WILLDENOW, Sp. Plant. 4 (2) : 610 (1798).
 ≡ *Hippion verticillatum* (L.) SPRENG., Syst. Veg. 1 : 589 (1821), *comb. illeg.*
 ≡ *Lepinema verticillata* (L.) RAFINESQUE, Fl. Telluriana 3 : 27 (1836).
 ≡ *Slevogtha verticillata* (L.) D. DON, Trans. Linn. Soc. London 17 : 532 (1837).
 — *Slevogtha occidentalis* GRISEBACH, in DE CANOOLLE, Prodr. 9 : 65 (1845). — **SYNTYP.** : Plusieurs échantillons de l'herbier G-DC.
 ≡ *Hippionum verticillatum* (L.) O. KUNTZE var. *occidentale* (GRISEB.) O. KUNTZE, Rev. Gen. Plant. 2 : 428 (1891), *pro parte, quoad plant. amer.*

ÉCOLOGIE :

Collines calcaires sèches, falaises littorales, marais, jachères, bords de route.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE :

- FLORIDE : fide MERRILL (33).
PANAMA : Pittier 4149, US; Stevens 254, US.
CUBA : Otto s. n., G-DC; fide DESCOURTILZ (45, vol. 1 : 76, tab. 16).
JAMAÏQUE : Wright s. n. in herb. Forsyth, G-DC, K!
HAÏTI et RÉP. DOMINICAINE : fide DESCOURTILZ (l. c.).
PORTO RICO : Léman s. n., P!; fide DESCOURTILZ (l. c.).
ANTIGUA : Harold Box 549, BM!; 835, BM!
GUADELOUPE : Quentin 297, P!, 571, P!; Rodriguez 2997, P!, 3045, P! 4148, P!;
Stehlé 3953, P!
DOMINIQUE : Bryant s. n., K!; Lloyd 610, K!
MARTINIQUE : Bélanger 414, P!; Debeaux 16, P!; Hahn 184, P; 534, P!; Mouret
264, P!; Plée s. n., P!; Prinault 66, P!, 299, P!; Rodriguez 3330, P!; 3712, P!
STE LUCIE : Howard 11319, BM!; I. Velez 3296, K!; Walsh s. n., K!
ST-VINCENT : Rev. L. Guild s. n., K!; Howard 11063, BM!, 11239, BM!; Sandwith
983, K!; Smith 319, BM!; fide PLUMIER (40).
CARRIACOU (GRENADINES) : Howard 10963, BM!
GRENADE : P. Beard 1272, K!; Hart s. n., K!; Proctor 16796, BM!; coll.?, in herb.
Smeathman, G-DC.
TOBAGO : Broadway 4419, L! P! U!; Eggers 5467, L! P!
TRINITÉ : Britton & Hazen 9, K!; Broadway 6602, BM! K!; Cowan 1396, P!;
Fendler 419, P!; Hekking 1295 et 1295 bis, U!; Lockhead s. n., G-DC; Purdie 75, K!
P!; Purseglove 6313, K!; L. C. Richard s. n., P!; Steber 234, G-DC, L! P!
s. LOC. : Husnot s. n., P!; coll.? « Antilles », G-DC.

Il est intéressant de remarquer que l'*E. verticillatum* n'a été récolté en abondance que dans les Petites Antilles. Il semble fort rare sur le continent américain, et son existence dans les Grandes Antilles demanderait à être vérifiée : les échantillons portant la mention Cuba, la Jamaïque ou Porto Rico remontent tous à une époque où l'étiquetage était fort imprécis; les travaux récents (29, 9, 35, 57) se bornent à reprendre les indications vieilles d'un siècle et demi, sans faire état de récoltes récentes dans les grandes îles. L'*E. verticillatum* serait-il plus accidentel qu'autochtone hors des Petites Antilles?

Enicostema Elizabethæ Veldkamp

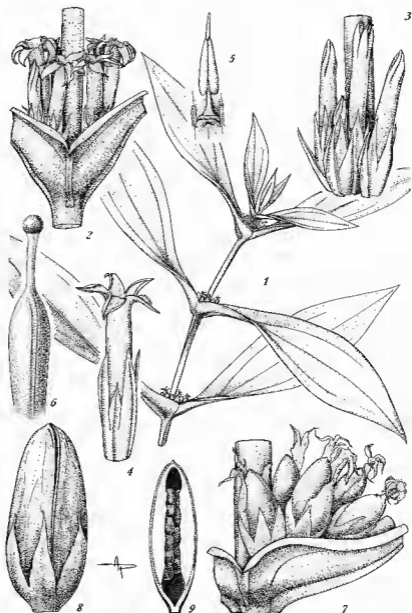
Blumea 16 (1) : 136 (1968). — Typ. : Hildebrandt 3313, Madagascar (holo-, L!, iso-, P!).

Cette espèce n'est décrite que depuis très peu de temps; nous croyons utile d'en donner une illustration (pl. 9), et de publier ici quelques intéressantes observations notées par les collecteurs dans l'Herbier de Paris.

ÉCOLOGIE :

La plante semble liée aux massifs calcaires (ou parfois aux dunes maritimes); son milieu d'élection y serait la forêt semi-caducifoliée, où elle s'installe aux abords des ruisseaux et des sources temporaires;

1. Ces deux échantillons ont été vus par A. ROBYNS qui a eu l'amabilité de nous communiquer leurs références. Qu'il trouve ici nos remerciements.



Pl. 9. — *Ealcostema Elizabethae*, Velekarp : 1, rameau florifère $\times 2/3$; 2, un glomérule axillaire contenu dans la collerette bractéale $\times 3$; 3, une cyme axillaire, adossée à la tige $\times 3$; 4, fleur épanouie $\times 5$; 5, étamine $\times 10$; 6, pistil $\times 10$; 7, partie d'un glomérule fructifère encore immature $\times 5$; 8, capsule mûre $\times 5$; 9, une valve de la capsule, contenant les graines $\times 5$. (1, Humbert 32610; 2, 8 et 9, Léandri 1081; 3 à 7, Léandri 2709).

elle paraît se trouver surtout à l'état de touffes isolées, dans des biotopes où la compétition au niveau du sol est très faible. Ces milieux où le sol est largement dénudé correspondent généralement à un substrat assez chargé, au moins saisonnièrement, en sels minéraux.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE :

MADAGASCAR : d'Allezette s. n. vers Ankara, bois rocailleux au bord d'un ruisseau, mai 1905, L!; *Decary 1621*, Maromandia, fleurs jaunes, lieux cultivés, 29.3.1923, P!; *2175*, Maromandia, mangrove, fleur blanche, 12.6.1923, P!; *Hildebrandt 3313*, Vavatohé, févr. 1880, type, L! P!; *Humbert & Capuron 25530*, plateaux calcaires de l'Ankarana du Nord, entre Ambilobé et Anivorano, forêt tropophile sur calcaire jurassique, à la tête d'une rivière temporaire - corolle d'abord blanche, puis jaunâtre; mars 1951, P!; *Humbert 32610*, collines et plateaux calcaires de l'Ankarana du Nord (Province de Diégo-Suarez), forêt tropophile; colline du sud du J.B. 8; janv.-févr. 1960, P!; *Léandri 1081*, Tsingy du Bemaraha, env. de Trans Pass, rochers calcaires, fleurs blanches, févr. 1933, P!; *Léandri & al. 2189*, Ambodiriana (E. d'Antsalova), forêt à feuilles caduques sur calcaires de l'Antsingy, chemins, 16.12.1952; P!; *2769*, cod. loc., janv. 1960, P!; *Perrier de la Bâthie 1271*, environs de Majunga, bord d'un ruisseau dans le calcaire crétacé, espèce spéciale aux terrains calcaires, corolle blanche devenant jaune, sept. 1903, P!; *9060*, environs de Majunga, calcaire crétacé, près d'une source séléniteuse, déc. 1907, P!; *Perwillé 345*, Nossi-Bé, dans les sables près de la mer, rare, 6.10.1840, P!; *coll. ?*, n° 14, Tsingy de Namoroka, P!

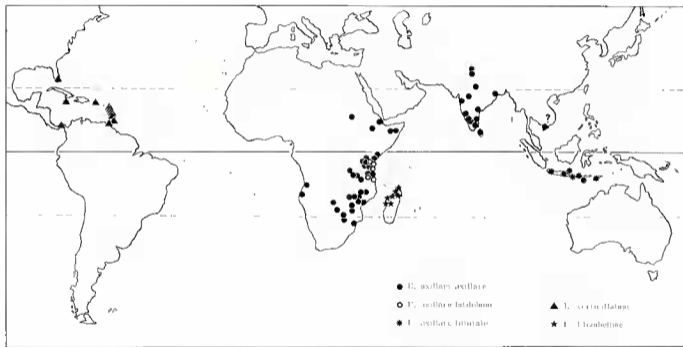
Nous pouvons, dans l'état actuel de nos connaissances, considérer l'*E. Elizabethae* comme endémique du nord-ouest de Madagascar.

REMARQUES GÉNÉRALES

Dans le cadre de la famille des Gentianacées, les *Enicostema* présentent un intérêt particulier; leur inflorescence montre des phénomènes d'irrégularité des cymes bipares en liaison avec le tassement des organes, phénomènes que l'on peut rarement observer aussi bien qu'ici. De même, la tendance à la diminution du nombre des sépales est tout à fait remarquable dans ce genre.

L'androcée montre, au moins dans deux espèces, la réalité du tube staminal formé par la coalescence des filets à leur base; ce tube est adné à la face interne de la corolle, les étamines ne sont pas insérées « sur » la corolle. Les languettes aiguës, alternant avec les étamines et adnées au milieu de chaque pétale, sont d'interprétation trop délicate pour que nous nous y attachions ici; chacune aurait-elle une double origine? Ces languettes pourraient alors être homologues des pièces fimbriées qui encadrent les filets staminaux chez *Djaloniella* par exemple, une languette correspondant alors à deux pièces voisines réunies. Mais si chaque languette était une pièce unique, pourrait-on y voir le vestige d'un second cycle staminal? Nous ne pouvons qu'attirer l'attention sur l'intérêt morphologique de ces plantes.

Géographiquement, les *Enicostema* sont avant tout des plantes paralitorales et insulaires, la seule exception étant l'*E. axillare* qui pénètre profondément l'Afrique et l'Inde. Peut-on en conclure que ces plantes s'intègrent au cortège des littorales qui ceignent les océans?



Pl. 10. — Répartition des espèces et sous-espèces d'*Enicostema*, d'après les échantillons déterminés avec certitude.

Nous ne le pensons pas. En effet, les vraies littorales, qu'elles soient psammohalophiles (comme par exemple *Iponoea Pes-caprae*, *Scavola Plumieri*) ou halophiles (*Paspalum vaginatum*, *Philocevus vernicularis*) ou encore simples hygrophiles mais liées au littoral (*Mariscus ligularis*, *Fimbristylis ferruginea*), colonisent tous les biotopes favorables dans de très grandes régions : lorsqu'elles ne sont pas pantropicales, elles cernent au moins un océan.

Au contraire, chaque taxon d'*Enicostema* est nettement localisé; *E. verticillatum*, par exemple, n'occupe même pas toutes les Antilles; *E. acillare* subsp. *littorale* s'étend de Java à Timor, sans atteindre Sumatra à l'ouest ni les Moluques à l'est. Cette limitation géographique paraît surprenante lorsque l'on connaît la souplesse écologique de ces plantes, et leur adaptabilité à des milieux divers et même dégradés. Il semble que bien des régions pourraient les héberger, où elles manquent totalement.

Les *Enicostema* n'ont-ils pas encore colonisé tous les biotopes possibles, sont-ils appelés à une extension? Rien n'est moins sûr. Les taxa sont, pour la plupart, isolés les uns des autres, séparés par d'énormes distances; tous s'alignent autour de l'Océan Indien, mais *E. verticillatum* est aux Antilles, alors que le genre n'existe, en Afrique Occidentale, qu'en Angola. Une telle distribution serait plutôt de type relictuel : elle évoque une différenciation et une dispersion anciennes; les *Enicostema* ne seraient parvenus jusqu'à nous que sous la forme de quelques taxa maintenant isolés.

La seule exception à l'isolement géographique des taxa est la coexistence des sous-espèces *acillare* et *latilobum*; la sous-espèce *acillare* est d'ailleurs la seule unité largement répartie, et montrant une forte tendance à varier; on peut penser qu'elle seule, actuellement, manifeste une certaine instabilité, une certaine tendance à une diversification.

Nous pouvons ainsi concevoir une image, toute hypothétique : le genre *Enicostema*, de différenciation ancienne, ne subsisterait plus que sous la forme de fragments, géographiquement coupés les uns des autres : ces populations ne seraient guère, actuellement, capables de diversification, de colonisation, et supporteraient mal la compétition des autres espèces; un seul de ces taxa manifesterait un pouvoir d'adaptation, une tendance évolutive, accompagnés d'une vaste répartition, et, probablement, d'un meilleur pouvoir compétitif.

BIBLIOGRAPHIE

1. ALSTON, A. H. G. — Supplement, in TRIMEN, H., A Hand-book to the Flora of Ceylon 6 (*Gentianeaceae*, 6 (3) : 197-198 (1931).
2. ANDREWS, F. W. — The Flowering Plants of the Sudan 3, 579 p., Arbroath (1956).
3. BACKER, C. A. & BAKHUIZEN VAN DEN BRINK, R. C. Jr. — Flora of Java (*Gentianeaceae*, 2 : 437-441 (1965).
4. BAKER, J. G. — Botany of Gambia delimitation commission, Bull. Misc. Inf. Kew : 268-275 (1891).

5. BAKER, J. G. & BROWN, N. E. — *Gentianaceæ*, in THISELTON-DYER, W. T., *Flora of Tropical Africa* 4 (1) : 544-587 (1903-04).
6. BLUME, C. L. — *Bijdragen tot de Flora van Nederlandsch Indië*, 2 vol., 1169 p., Batavia (1825).
7. BOERLAGE, J. G. — *Handleiding tot de Kennis der Flora van Nederlandsch Indië*, 3 vol., Leiden (1890-1900).
8. BORCKHAUSEN, M. B. — *Über Linné's Gattung Gentiana*, *Roemer Archiv für die Botanik* 1 (1): 23-30 (1796).
9. BRITTON, N. L. & WILSON, P. — *Scientific Survey of Porto Rico and the Virgin Island, Botany*, vol. 5-6, New York (1923-30).
10. BURMANN, J. — *Rariorum Africanarum Plantarum...*, 270 p., 100 tab., Amsterdam (1738).
11. — *Plantarum Americanarum Fasciculus Primus, continens Plantas, quas olim Carolus Plumierus...*, 268 p., 262 tab., Amsterdam (1755).
12. CLARKE, C. B. — *Gentianaceæ*, in HOOKER, J. D., *Flora of British India* 4 : 93-132 (1883).
13. COOKE, Th. — *Flora of the Presidency of Bombay (Gentianaceæ)*, 2 (1) : 186-196 (1904).
14. CUFODONTIS, G. — *Enumeratio Plantarum Æthiopiæ, Spermatophyta*, *Bull. Jard. Bot. Et. Bruxelles (Gentianaceæ)*, 30 : 678-683 (1960).
15. DESCOURTILZ, E. — *Flore pittoresque et médicale des Antilles*, 8 vol., 600 tab., Paris (1821-1829).
16. DON, G. — *A general system of Gardening and Botany...*, 4 vol., Londres (1831-37).
17. DOP, P. & GAGNEPAIN, F. — *Gentianaceæ*, in LECOMTE, H. & HUMBERT, H., *Flore Générale de l'Indochine* 4 : 178-197 (1914).
18. DUSS, R. P. — *Flore phanérogamique des Antilles Françaises*, 656 p., Mâcon (1897).
19. GILG, E. — *Gentianaceæ*, in ENGLER, A. & PRANTL, K., *Natürlichen Pflanzenfamilien* 4 (2) : 50-108 (1895).
20. GRUEBACH, A. — *Genera et Species Gentianacearum*, 364 p., Stuttgart-Tübingen (1839).
21. — *Gentianaceæ*, in DE CANDOLLE, A., *Prodromus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis* 9 : 38-141 (1845).
22. — *Flora of the British West Indian Islands*, 789 p., Londres (1864).
23. HIERN, W. P. — *Catalogue of the African Plants collected by Dr. F. Welwitsch...* (*Gentianaceæ*, 3 : 705-712 (1898)).
24. HILL, A. W. & PRAIN, D. — *Gentianæ*, in THISELTON-DYER, W. T., *Flora Capensis* 4 (1) : 1056-1121 (1909).
25. HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M. — *Flora of West Tropical Africa*, ed. 1 (*Gentianaceæ*, 2 : 180-184 (1931)).
26. KUNTZE, O. — *Revisio Generum Plantarum...*, 3 vol., Leipzig (1891-93).
27. LAMARCK, J. B. A. MONNET DE — *Encyclopédie Méthodique, Botanique* 2 (2) : 401-774 (avr. 1788).
28. — *Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la Nature, Botanique, Illustrations des genres* 1 (2) : 201-352, tab. 101-200 (févr. 1792).
29. LÉON & ALAIN (FR.) — *Flora de Cuba (Gentianaceæ)*, 4 : 158-170 (1957).
30. LINNÉ, C. — *Systema Naturæ per regna tria naturæ...*, ed. 10, 2 : 825-1384 (1759).
31. — *Systema Naturæ per regna tria naturæ...*, ed. 12, 2, 752 p. (1767).
32. LINNÉ, C. FIL. — *Supplementum Plantarum systematis vegetabilium editionis decimæ tertię...*, 468 p., Brunswick (1781).
33. MERRILL, E. D. — *Index Rafinesquianus*, 296 p., Jamaica Plain (1949).
34. MIQUEL, F. A. G. — *Flora Indiæ Batavæ Gentianaceæ*, 2 : 555-564 (1856).
35. MOSCOSO, R. M. — *Catalogus Floræ Domingensis (Gentianaceæ)*, 1 : 490-492 (1943).
36. PEARSON, C. H. — *Caroli a Linné equitis Systema vegetabilium... editio decima quinta, ... ab Jo. Andrea Murray...*, 1046 p., Göttingen (1797).
37. PETIVER, J. — *Musei Petiveriani... Rariora Naturæ Continens...* 93 p., Londres (1695-1703).

38. PHILLIPS, E. P. — The Genera of South African Flowering Plants, 702 p., Capetown (1926).
39. PLUKENET, L. — Phytographia..., vol. 3, Almagesti botanici mantissa..., 192 p., 22 tab., Londres (1700).
40. PLUMIER, C. — Botanicum americanum seu Historia Plantarum in Americanis Insulis nascentium, Manuscrit et dessins originaux, Bibliothèque centrale du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Ms. n° 4.
41. — Catalogus Plantarum Americanarum, Nova Plantarum Americanarum Genera seq., 21 p., Paris (1703).
42. RAFINESQUE-SCHMALTZ, C. S. — Flora Telluriana, 4 vol., Philadelphie (1796-1836).
43. REICHENBACH, H. G. L. — Conspectus Regni Vegetabilis..., 295 p., Leipzig (1828).
44. RETZIUS, A. J. — Fasciculus Observationum Botanicarum secundus, 28 p., Leipzig (1781).
45. RICKETT, H. W. & STAFLEU, F. A. — Nomina generica conservanda et rejicienda spermatophytorum V, Taxon 9 : 67-86 (1960).
46. — Nomina generica conservanda et rejicienda spermatophytorum VII, Bibliography, Taxon 10 : 111-121 (1961).
47. SCHMIDT, F. W. — Flora Boëmica, centuria I-IV, Prague (1793-94).
48. — Kritische Betrachtung der Enzianen, Roemer Archiv für die Botanik 1 (1) : 3-23 (1796).
49. SCHWARTZ, O. — Flora des tropischen Arabien, Mitteil. Inst. allgem. Bot. Hamburg 10 : 1-393 (1939).
50. SPRENGEL, K. P. J. — Caroli Linnæi... Systema Vegetabilium, ed. 16, 5 vol., Göttingen (1825-28).
51. STAFLEU, F. A. — Taxonomic literature, XX + 556 p., Utrecht (1967).
52. TAYLOR, P. — *Gentianaceae*, in HUTCHINSON, J. & DALZIEL, J. M., Flora of West Tropical Africa, ed. 2, 2 (2) : 297-302 (1963).
53. TRIMEN, H. — A Hand-book to the Flora of Ceylon, 5 vol., Londres (1893-1900).
54. URBAN, I. — Plumier's Leben und Schriften, Repert. Spec. Nov., Beih. 5, 196 p. (1920).
55. VAHL, M. — Symbola botanice..., 3 fasc., Copenhagen (1790-94).
56. VELDAMP, J. F. — A synopsis of the genus *Ericostema* Bl., nom. cons. (*Gentianaceae*), Blumea 16 (1) : 133-136 (1968).
57. VELEZ, I. — Herbaceous Angiosperms of the Lesser Antilles, 121 p., Puerto Rico (1957).
58. VERDOORN, I. C. — Notes and new records on African Plants, *Ericostema*, *Bothalia* 7 (3) : 462-463 (1961).
59. WILDENOW, C. L. — Caroli Linné Species Plantarum..., 6 vol., Berlin (1797-1830).
60. WILLIAMS, F. N. — Florula gambica, Bull. Herb. Boissier 7 : 81-96, 193-208, 369-386 (1907).
61. International Code of Botanical Nomenclature, 404 p., Utrecht (1966).